

Ritmos de populações: o caso das abelhas sem ferrão

Population rhythms: the case of stingless bee colonies

Rodrigo Cantamessa Gonçalves*, Mirian David Marques

Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo

*Contato do autor: rodrigocantamessa@gmail.com

Resumo. Abelhas sem ferrão são himenópteros eussociais e a unidade biológica da espécie é a colônia. A colônia compreende castas diferentes (rainhas, zangões e operárias) e constitui-se em um superorganismo, porque indivíduos isolados não sobrevivem. A colônia tem uma organização espacial, estabelecida por sua arquitetura, que é característica para cada espécie e uma organização temporal, revelada por sequências de processos e comportamentos repetidas a intervalos regulares, igualmente espécie-específicos. Numa mesma colônia diversos ritmos estão presentes e são detectados tanto em indivíduos, quanto na colônia como um todo. Esses ritmos diferem entre si, mas ainda assim relações de fase são estabelecidas entre eles, gerando uma ordem temporal interna e garantindo a expressão rítmica geral da colônia. Tal como acontece em um organismo metazoário, o estabelecimento da ordem temporal interna garante a sobrevivência do superorganismo.

Palavras-chave. *Abelhas sem ferrão, Meliponini, ordem temporal interna, superorganismo.*

Abstract. Stingless bees are eusocial hymenopteran and the colony is the biological unit of the species. Different castes (queen, drones and workers) are present in the colony that may be considered a super-organism since isolated individuals do not survive. The colony shows a spatial organization, given by its architecture, characteristic of each species, and a temporal organization, established by sequences of processes and behaviours repeated at regular intervals, equally species-specific. In the same colony several rhythms can be detected both in individuals and in the colony altogether. The properties of these rhythms may be different but phase relations are established among them, originating a general rhythmic expression, consequence of the internal temporal order of the colony. As is the case with metazoan organisms, the establishment of the internal temporal order assures the super-organism survival.

Keywords. *Internal temporal order, Meliponini, stingless bees, super-organism.*

Recebido 18out10
Aceito 27ago12
Publicado 27dez12

Abelhas sem ferrão

Abelhas sem ferrão pertencem à tribo Meliponini, membro da família Apidae. Os meliponíneos apresentam características bastante particulares em sua organização social, no comportamento e na arquitetura da colônia.

Tal como acontece em todos os insetos eussociais, a colônia de abelhas sem ferrão apresenta sobreposição de gerações, castas diferenciadas, impossibilidade de a rainha formar e manter o ninho solitariamente, por não possuir estruturas que possibilitem a coleta de pólen ou néctar. A colônia é perene, com estrutura arquitetônica específica para cada espécie (Michener, 1974; Sakagami, 1982).

Arquitetonicamente, a colônia é dividida em três áreas: o ninho, onde os ovos são depositados nas células de cria; a região dos potes de alimento, onde são armazenados os nutrientes necessários para toda a colônia; e o tubo de saída, que proporciona acesso ao exterior da colônia e bloqueia a entrada de luz. O interior da colônia é

completamente escuro, condição garantida pela existência de placas de vedação, constituídas por **batume**, mistura de ceras, resina e materiais coletados no meio ambiente (Michener, 2000).

Na colônia encontram-se rainha e operárias, sendo que machos estão presentes apenas nos momentos que precedem o voo nupcial. Na grande maioria das espécies de Meliponini, há somente uma rainha fisogástrica na colônia (Cepeda, 2006), que permanece no ninho após a cópula. Ela é bastante longeva e as novas rainhas que nascem fundam novas colônias. As operárias diferenciam-se em grupos, de acordo com sua idade, sendo as mais jovens, **nutrizes**; aquelas de idade intermediária, **construtoras**, e as mais velhas, **forrageiras**. Sua atividade organiza-se segundo uma divisão de trabalho e tarefas específicas são desempenhadas por indivíduos especializados. Ao longo de sua vida, uma operária passa por todas elas, configurando-se uma situação de 'polietismo etário' (Robinson, 1992).

É interessante salientar que ao polietismo corresponde uma distribuição espacial centrífuga das operárias no interior da colônia (Bourke e Franks, 1995). Segundo esta dinâmica, as nutrizes permanecem na região mais interna do ninho e, à medida que envelhecem, passam a exercer tarefas cada vez mais próximas à periferia e ao tubo de saída.

Ao contrário do que ocorre em *Apis mellifera*, a célula de cria dos meliponíneos é usada apenas uma vez (Sakagami, 1982). As nutrizes são responsáveis pela construção das células, que receberão os ovos colocados pela rainha. O processo obedece a uma sequência bastante rígida, que consiste na construção da célula, seguida pela deposição de alimento, depois a oviposição pela rainha e, finalmente, pelo fechamento da célula pelas operárias. A cadeia de eventos é denominada “Processo de construção, provisionamento e oviposição”, abreviadamente “POP” (do inglês “Provisioning and Oviposition Process”) e envolve complexas interações da rainha com as nutrizes e destas entre si (Sakagami, 1982).

As construtoras são as operárias responsáveis por tarefas diversificadas como a limpeza do ninho, reparos no invólucro da colônia, construção dos potes de alimento e outras. À medida que se tornam mais velhas, passam a guardar a entrada do ninho, quando realizam voos curtos no meio externo. Quando chegam à fase madura, saem da colônia em voos mais longos, tornando-se forrageiras (Wille, 1983).

Ritmos biológicos e abelhas

O primeiro ritmo detectado em abelhas foi a ‘memória temporal’, descrita por Forel em 1900 (*apud* Saunders, 2002). Este ritmo é o mecanismo que permite às abelhas melíferas, Apini, retornar ao recurso alimentar sempre à mesma hora do dia, ou seja, no momento em que a fonte propicia o alimento com as propriedades mais importantes para a colônia, como a composição e concentração de açúcares.

A memória temporal depende da existência de um relógio biológico e a evidência de sua existência foi a demonstração de que as forrageiras continuavam a retornar à fonte de alimento, sempre na mesma hora, mesmo quando o alimento já não estava mais disponível (Forel 1900, *apud* Saunders, 2002). A experiência foi repetida em uma mina de sal a 180m de profundidade, portanto sem a presença do ciclo claro/escuro. Ainda assim, as abelhas voltavam pontualmente ao local onde o alimento havia sido disponibilizado no início do experimento (Wahl, 1932, *apud* Saunders, 2002).

A memória temporal, observada nas forrageiras, é gerada pelo sistema circadiano, que é igualmente responsável pelo ritmo de atividade da espécie. Este ritmo foi estudado em indivíduos isolados, mantidos em condições ambientais constantes (livre curso), situação esta essencial para a demonstração de um eventual caráter endógeno do ritmo. A endogenicidade do ritmo locomotor de forrageiras de *A. mellifera* foi comprovada por Moore e Rankin (1985). Como o ritmo endógeno tem sempre um período

diferente de 24 horas, os mesmos autores demonstraram que o ciclo ambiental de dia/noite ajustava o período para 24 horas exatas, num processo conhecido como “arrastamento”. Além da endogenicidade e da possibilidade de arrastamento, a terceira propriedade dos ritmos endógenos – a compensação do período (τ) a variações de temperatura – também foi descrita no mesmo trabalho.

A compensação de τ a variações da temperatura ambiente é uma característica dos ritmos biológicos que impede atrasos e adiantamentos de fase do ritmo provocados por diminuições e aumentos da temperatura ao longo do dia. Esta propriedade é importante para qualquer espécie, particularmente para animais ectotérmicos como as abelhas. Sua sobrevivência depende de visitas regulares e frequentes ao meio ambiente, quando ocorre o forrageamento. Eventuais acelerações ou retardamentos das oscilações circadianas provocariam uma perda da precisão do momento de saída das forrageiras e da memória temporal.

A primeira demonstração da compensação de τ a variações de temperatura em himenópteros foi feita em *A. mellifera*. O ritmo de atividade de forrageiras foi registrado em condições constantes inicialmente sob 20°C e depois de vários dias sob 30°C. Comparações dos registros nas duas temperaturas mostraram apenas variações não significativas no período do ritmo endógeno (Moore e Rankin, 1985). Estes resultados permitiram explicar como o forrageamento ocorre sempre com a mesma regularidade, seja qual for a temperatura ambiental.

A geração dos ritmos de abelhas está a cargo de osciladores localizados em diversos órgãos e sistemas. Tal como acontece em outros insetos, os osciladores centrais, que coordenam a ação dos demais, ficam localizados no sistema nervoso central, especialmente na região protocebrebral (Saunders, 2002).

A geração de um ritmo, em todas as espécies já estudadas, depende de mecanismos moleculares baseados em alças interligadas de retroalimentação negativa. Abelhas não são exceção. Alguns dos principais genes integrantes das alças já estão bem descritos para *A. mellifera*, tais como: *period*, *timeless*, *cycle*, *Clock* e *cryptochrome* (Bloch e col., 2001). Surpreendentemente foi demonstrado que alguns destes genes não são homólogos verdadeiros aos genes de relógio de *Drosophila melanogaster*, mas ortólogos a genes de camundongos (Rubin e col., 2006).

Ritmos em meliponíneos

As particularidades da estrutura da colônia e do comportamento das abelhas sem ferrão, especialmente a existência do POP, fazem com que o padrão rítmico que exibem seja muito diferente daquele das abelhas melíferas.

Tal como aconteceu na pesquisa com *A. mellifera*, também nos Meliponini, o ritmo mais estudado e melhor descrito é o ritmo de atividade das forrageiras. Sua origem endógena já foi demonstrada em *Scaptotrigona aff depilis* (Figura 1) (Bellusci & Marques, 2001), *Frieseomelitta varia* e *F. duoderleini* (Bellusci, 2003; Oda e col., 2007). Todas as espécies estudadas até o momento são diurnas e essa diurnalidade é avaliada pela atividade das forrageiras,

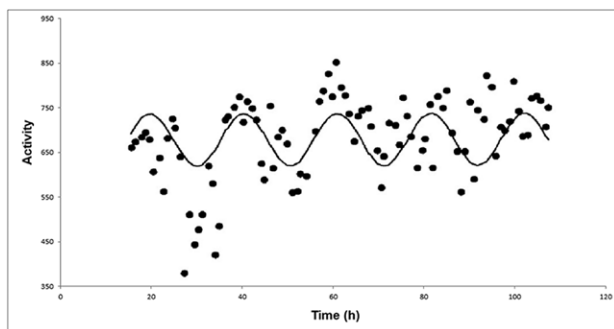


Figura 1. Ritmo circadiano de atividade de voo de forrageiras de *Scaptotrigona aff. depilis*, claro constante (Bellusci & Marques, 2001).

que acontece durante a fase de claro, na maioria das espécies (Marques e Yamashita, 2008).

Registros de comportamentos e de atividade locomotora no interior da colônia mostram uma situação muito diferente daquela encontrada em *A. mellifera*. Na região do ninho, onde ocorre o POP, a atividade parece ininterrupta, na maioria das espécies. A atividade, em situações como esta, é frequentemente considerada arritmica (Moore e col., 1998). No caso de meliponíneos, ficou demonstrado que se trata de uma condição em que o padrão final observado é resultante da expressão de diversos componentes rítmicos, de que fazem parte intrincados ritmos comportamentais de interações rainha/nutrizes, o ritmo de oviposição da rainha e de atividade das operárias. Uma aproximação para a análise destes componentes foi feita através de medidas do consumo de oxigênio de operárias de diferentes idades, mantidas isoladas umas das outras e em condições ambientais constantes. A respirometria mostrou a existência de componentes **ultradianos** – ritmos de alta frequência, cujo período vai de segundos até 20 horas – e de um componente circadiano, em *S. depilis* (Gianinni, 1998) e em *Melipona quadrifasciata* (Teixeira e col., 2011).

Apesar de os dois componentes coexistirem em todos os grupos etários de operárias, sua força de expressão modifica-se ao longo da ontogênese. Nas nutrizes, o ultradiano é muito mais significativo que o circadiano e a situação fica invertida nas forrageiras (Teixeira e col., 2011).

Ação do mascaramento

Qualquer ritmo biológico pode ter sua expressão instantaneamente modificada por um evento ambiental, cíclico ou não, biótico ou abiótico. A esta modificação dá-se o nome de **mascaramento** e ela não é registrada pelo sistema circadiano, desaparecendo assim que o evento ambiental se extingue. O mascaramento altera a expressão final do ritmo, mas sua ação não chega ao oscilador, por isso seu efeito é instantâneo e pode ser **negativo**, quando diminui ou suprime a expressão do ritmo, ou **positivo**, quando incrementa sua amplitude. (Aschoff, 1960).

Um exemplo de mascaramento é aquele que acontece no interior da colônia de *M. quadrifasciata*. Mesmo sendo de baixa amplitude, um componente circadiano está

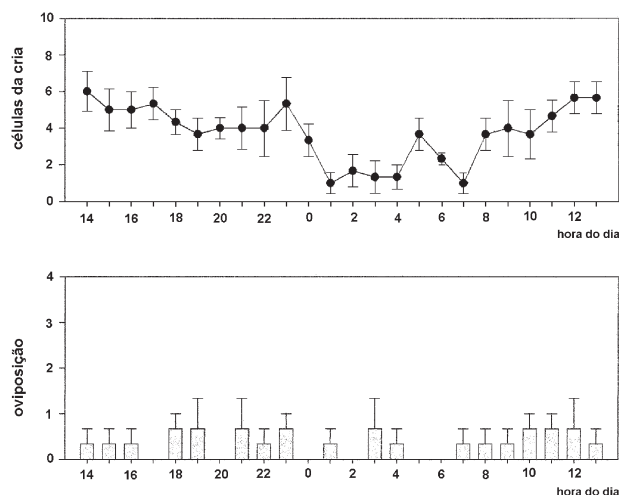


Figura 2. Ritmo ultradiano de construção das células da cria por operárias e de oviposição pela rainha de *Melipona quadrifasciata* (Teixeira, 2006)

presente no ritmo respiratório de nutrizes jovens (Teixeira e col., 2011). No entanto, não se detecta uma expressão circadiana na atividade de nutrizes e da rainha na região do ninho (Teixeira, 2006). Muito possivelmente o componente circadiano está mascarado pelas tarefas ligadas ao POP. O período em que o POP se completa (Figura 2), na grande maioria das espécies de meliponíneos, é ultradiano (Zucchi e col., 1999).

Como a postura dos ovos da rainha faz parte do POP, é bastante provável que o agente principal do mascaramento seja o ciclo de oviposição da rainha (Oda e col., 2007). Entretanto, é preciso salientar que, em colônias de abelhas melíferas, o mascaramento do ritmo circadiano de nutrizes também acontece. Nestas abelhas, foi igualmente detectado um componente circadiano que, no entanto, não tem expressão aparente. No caso de *Apis*, o mascaramento do ritmo foi atribuído à interferência da cria (ainda no interior das células do favo) (Shemesh e col., 2007).

O oposto deve acontecer com as forrageiras de *M. quadrifasciata*, quanto ao componente ultradiano presente no ritmo de consumo de oxigênio. Seu mascaramento pelo componente circadiano deve ser devido à própria atividade de forrageamento. Nesta atividade, os episódios de coleta ocorrem em momentos bem determinados do dia; no caso da maioria das espécies de meliponíneos, durante a fotofase. O ritmo encontra-se, então, no estado arrastado e o *zeitgeber* é o ciclo claro/escuro. Sabe-se que o ciclo dia/noite é um poderoso agente arrastador (Pittendrigh, 1981) e que arrastamento e mascaramento atuam simultaneamente em um processo de ajuste fino dos ritmos do indivíduo às condições cíclicas do ambiente (Aschoff, 1988). Assim, no caso das forrageiras, o componente ultradiano perde relevância diante do circadiano.

Ritmos de um 'superorganismo'

O estabelecimento da colônia de uma espécie social implica organização e cooperação entre os indivíduos componentes. No entanto, o tipo de organização final é determinado pelo tamanho do grupo (Camazine e col., 2001).

A sobrevivência de um grupo social pequeno depende do desempenho individual de seus membros, mas, para grupos numerosos, como aquele das saúvas e das abelhas melíferas e sem ferrão, o número de indivíduos envolvidos em uma tarefa é mais importante que o desempenho de cada um deles (Wilson e Hölldobler, 2005). A verificação da total impossibilidade de sobrevivência de um indivíduo separado do grupo social levou Wheeler (1928) a propor o conceito de 'superorganismo', que postula uma analogia de uma colônia de indivíduos sociais com o organismo metazoário. A proposta foi bastante combatida por ser considerada simplista demais, com base no argumento de que as células somáticas do corpo de um metazoário são todas geneticamente idênticas, mas os indivíduos de uma colônia de insetos não são. A partir de análises detalhadas do comportamento e da fisiologia de indivíduos e da organização intracolônia, Moritz & Southwick (1992) reafirmaram a adequação do conceito e ampliaram o conjunto de elementos para defini-lo. A proposta foi aceita por Wilson (2000), que expandiu as possibilidades, sugerindo não mais paralelos entre estruturas anatômicas, mas analogias entre castas e suas funções com as propriedades fisiológicas de um organismo. Assim, castas ligadas à reprodução seriam análogas às gônadas e as operárias aos tecidos somáticos; a transferência de alimento através da trofalaxis, às funções do sistema circulatório, etc.

A ação conjunta dos indivíduos melhora as possibilidades de defesa da colônia. Também a manutenção da temperatura, dentro de uma faixa adequada para a espécie, no interior do ninho é atingida pela atividade sincrônica de operárias que geram ou dispersam o calor por contração e relaxamento da musculatura do voo (Moritz & Southwick, 1992). Estes são exemplos, mas a dinâmica da colônia como um todo é possibilitada pela estrutura do superorganismo.

As propriedades descritas acima podem ser identificadas na colônia de meliponíneos. Além delas, a interação dos indivíduos tem consequências diretas na expressão de seus padrões rítmicos. Em experimentos com respirometria de *M. quadrifasciata*, foram empregadas nutrízes, cuja emergência aconteceu em estufa, fora da colônia. Metade dos indivíduos foi reintroduzida na colônia e a outra metade, não. O ritmo circadiano de consumo de oxigênio detectado nos indivíduos devolvidos à colônia tinha expressão mais robusta do que naqueles que não tinham tido contato com outros indivíduos (Teixeira e col., 2011). Robinson e col. (2008) demonstraram que as informações do grupo social nos insetos exercem efeitos globais sobre a expressão gênica no cérebro, que eventualmente ativam genes particulares dos circuitos neurais. Esta pode ser a explicação para o surgimento de um ritmo circadiano nos indivíduos que retornaram à colônia, mas não naqueles que foram testados diretamente após o nascimento, reforçando a adequação do uso do conceito de 'superorganismo' para descrever a situação de uma colônia de meliponíneos.

O conceito de 'ordem temporal interna'

No organismo metazoário, a maioria das funções e processos acontece segundo padrões rítmicos bem definidos. Cada um deles exibe frequência própria de batimento, sendo alguns de frequência bastante rápida (ultradianos), como aquela de disparos de neurônios ou de batimento cardíaco; outros ocorrem uma vez ao dia (circadianos) e, finalmente aqueles que se repetem uma vez a cada vários dias (infradianos), como processos ligados aos ciclos estrais.

Os diferentes ritmos presentes no organismo são mutuamente interdependentes e sincronizados entre si. Esta sincronização é baseada no estabelecimento de relações de fase estáveis entre os diversos ritmos, cuja consequência é um estado de equilíbrio dinâmico, descrito como **ordem temporal interna** (Moore-Ede & Sulzman, 1981).

A sincronização mútua dos ritmos não implica a coincidência de suas respectivas fases. De fato, uma análise da expressão de diversos ritmos ao longo de um dia mostra que na mesma fase em que se verifica a ocorrência de picos determinadas funções, outras funções apresentam sua menor amplitude de expressão (Moore-Ede & Sulzman, 1981).

A 'ordem temporal interna' de um super-organismo

O conceito de ordem temporal interna pode ser transposto diretamente para um superorganismo. A ordem temporal interna de uma colônia de abelhas sem ferrão envolve ritmos de diferentes frequências: ultradianos (ex. ritmos ligados ao POP), circadianos (ex. ritmos de coleta de pólen e de remoção de lixo da colônia), além de componentes sazonais (ex. acasalamento, diapausa).

Aparentemente, o padrão altamente repetitivo da sequência de tarefas desempenhadas pelas operárias e pela rainha é um componente essencial da organização temporal da colônia. Interferências com qualquer uma das sequências provocam alterações até de funções que não estão diretamente relacionadas com aquela que foi modificada (Bellusci, 2003).

Entretanto, a colônia, como um todo, quando colocada em condições ambientais constantes tem sua expressão rítmica mantida, exibindo período circadiano. Nesta situação, a ordem temporal interna é preservada, mesmo com modificações dos diferentes períodos componentes. Percebe-se, então, que as relações de fase entre eles são restabelecidas em outro patamar, mas o arranjo geral é mantido. Nos casos em que ocorre uma perturbação interna da colônia, em que a sequência de etapas é rompida ou alterada, surgem modificações comportamentais. Experimentos em que se provocava um atraso na construção de novas células da cria causaram, inicialmente, uma desorganização do POP e depois alterações gerais do comportamento, inclusive de operárias construtoras que não participam do POP (Giannini, 1998; Bellusci, 2003). Estas alterações começam quase que imediatamente após as intervenções e podem levar à morte da colônia.

Conclusão

A expressão rítmica de uma colônia de insetos eussociais representa uma situação bastante única e interessante para a cronobiologia. Se numa primeira aproximação, a colônia pode ser considerada uma população, em outra perspectiva, ela se mostra altamente organizada e fundamentalmente dependente da interação de seus integrantes, comportando-se com um único indivíduo. O estabelecimento de uma ordem temporal interna mostra-se um componente essencial para a sobrevivência da colônia. Para chegar a este estabelecimento, a plasticidade dos ritmos e a possibilidade de modulação de sua expressão pela própria interação dos indivíduos representam uma situação bastante peculiar do conceito de ordem temporal interna.

Agradecimentos

Agradecemos a colaboração de Cintia E. Yamashita e de Jéssica M. Camargo, pelas sugestões e discussões muito produtivas.

Bibliografia

- Aschoff J. (1960) Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 25: 11-28.
- Aschoff J. (1988) Masking of circadian rhythms by Zeitgebers as opposed to entrainment. In: Hekkens TJM, Kerkhof GA, Rietveld WJ. Trends in Chronobiology. Oxford: Pergamon Press.
- Bellusci S. (2003) Componentes rítmicos na organização da colônia de abelhas sem ferrão, *Frieseomelitta doederleini* e *Frieseomelitta varia* (Hymenoptera, Apidae). Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP.
- Bellusci S, Marques MD. (2001) Circadian activity rhythm of the foragers of a eusocial bee (*Scaptotrigona* aff. *depilis*, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) outside the nest. Biological Rhythm Research, 32(2): 117-124.
- Bloch G, Toma DP, Robinson GE. (2001) Behavioral rhythmicity, age, division of labor and period expression in the honeybee brain. Journal of Biological Rhythms, 16: 444-456.
- Bourke AFG, Franks NR. (1995) Social Evolution in Ants. Princeton: Princeton University Press.
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. (2001) Self-organization in biological systems. Princeton: Princeton University Press.
- Cepeda OI. (2006) Division of labor during brood production in stingless bees with special reference to individual participation. Apidologie, 37(2):175-190.
- Giannini KM. (1998) Interpretação do processo de aprovisionamento e oviposição de *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Moure, 1942) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) segundo um enfoque cronobiológico. Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP.
- Marques MD, Yamashita CE. (2008) Biological rhythms in the colony of stingless bees. In: Fanjul-Moles ML, Aguilar-Roblero R. (eds) Comparative aspects of circadian rhythms. Transworld Research Network, Kerala, pp 93-107.
- Michener CD. (1974) The Social Behavior of the Bees. A Comparative Study. Cambridge: The Belknap Press, Harvard University Press.
- Michener CD. (2000) The Bees of the World. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Moore D, Rankin MA. (1985) Circadian locomotor rhythms in individual honeybees. Physiological Entomology, 10: 191-197.
- Moore D, Angel JE, Cheeseman IM, Fahrbach SE, Robinson GE (1998) Timekeeping in the honey bee colony: integration of circadian rhythms and division of labor. Behavioral Ecology and Sociobiology, 43: 147-160
- Moore-Ede MC, Sulzman FM. (1981) Internal temporal order. In: Aschoff J. (ed.) Handbook of Behavioral Neurobiology, vol. 4 Biological Rhythms. London: Plenum Press.
- Moritz RFA, Southwick EE. (1992) Bees as superorganisms: an evolutionary reality. Berlin: Springer Verlag.
- Oda GA, Bellusci S, Marques MD. (2007) Daily rhythms related to distinct social tasks inside an eusocial bee colony. Chronobiology International, 24:845-858.
- Pittendrigh CS. (1981) Circadian systems: general perspective. In: Aschoff, J. (ed.), Handbook of Behavioral Neurobiology, vol. 4 Biological Rhythms. London: Plenum Press.
- Robinson GE. (1992) Regulation of division of labor in insect societies. Annual Review of Entomology, 37: 637-665.
- Robinson GE, Fernald RD, Clayton DF. (2008) Genes and social behavior. Science, 322:896-322.
- Rubin EB, Shemesh Y, Cohen M, Elgavish S, Robertson HM, Bloch G. (2006) Molecular and phylogenetic analyses reveal mammalian-like clockwork in the honeybee (*Apis mellifera*) and shed new light on the molecular evolution of the circadian clock. Genome Research, 16: 1352-1365.
- Sakagami SF. (1982) Stingless Bees. In: Hermann HR (ed.), Social Insects. New York: Academic Press.
- Saunders DS. (2002) Insect Clocks. 3a. edição. Amsterdam: Elsevier Science.
- Shemesh Y, Cohen M, Bloch G. (2007) Natural plasticity in circadian rhythms is mediated by reorganization in the molecular clockwork in honeybees. FASEB Journal, 21: 2304-2311.
- Teixeira LV. (2006) Variações ontogenéticas nos parâmetros do ritmo respiratório de operárias de *Melipona quadriasciata* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Dissertação de mestrado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, Brasil.
- Teixeira LV, Waterhouse JM, Marques MD. (2011) Respiratory rhythms in stingless bee workers: circadian and ultradian components throughout adult development. Journal of Comparative Physiology A, 197: 361-372.
- Wheeler WM. (1928) The social insects: their origin and evolution. Londres: K. Paul, Trench, Trubner & Co.
- Wille A. (1983) Biology of the stingless bees. Annual Review of Entomology, 28: 41-64.
- Wilson EO. (2000) Sociobiology: the new synthesis. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson EO, Hölldobler B. (2005) Eusociality: Origin and consequences. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102, 13367-13371.
- Zucchi R, Silva-Matos EV, Nogueira-Ferreira FH, Azevedo GG. (1999) On the cell provisioning and oviposition process (POP) of the stingless bees – nomenclature reappraisal and evolutionary considerations (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). Sociobiology, 34(1): 65-86.